Allgemeine Biologie und Lebensweise des Alpenmurmeltieres (*Marmota marmota*)

W. ARNOLD

Abstract

Recently intensified research on alpine marmots produced a huge amount of knowledge summarized in this volume to the exhibition "Murmeltiere". Alpine marmots are typical elements of the fauna of the Ice age naturally occurring today in areas of retreat where respective environmental condition persisted – at high elevation in the Alps and in the High Tatra. The most numerous marmot populations are found in altitudes of up to 200 m above local timberline. Marmots do not occur at low altitude, most likely because they meet unfavourable thermal conditions there forcing them to retreat into burrows for most of the day thus rendering sufficient accumulation of body fat for hibernation impossible.

Marmots are after beavers the largest indigenous rodents. Males and females look very similar and both sexes need relatively long, about 3 years, to reach adult size. Alpine marmots are exclusively diurnal and mostly herbivorous. They live in social groups of up to 20 individuals arising from delayed dispersal of offspring. Offspring leave their natal sites earliest after reaching sexual maturity in order to search for an own territory for reproduction. The most important predators of alpine marmots are golden eagles and red foxes. Marmots signal predators and other threats by eliciting high pitched alarm calls, audible over large distances and sounding like whistles. Alarm calling is apparently quite efficient because predation is an almost negligible source of mortality, in contrast to winter.

Marmots spend most of their life in self-constructed burrows. They retreat into burrows for hibernation, during night, and to escape threats and unfavourable weather conditions. It needs generations of marmots to excavate the extensive tunnel and chamber system of a large burrow.

Alpine marmots have always been hunted, today still in considerable numbers in Austria and Switzerland where marmots are most common. Hunting is definitely not necessary for population control, but a matter of concern only if small populations are further decimated, if the principles of sustainable use are violated, and if, mostly because of ignorance, the peculiarities of the alpine marmot's social life are neglected.

Stapfia 63,
zugleich Kataloge des OÖ. Landesmuseums,
Neue Folge Nr. 146 (1999), 1–20

Einleitung

Naturfreunden und Bergwanderern sind Alpenmurmeltiere seit jeher ein wohlvertrautes Bild. Entlang stark frequentierter Wanderwege verlieren sie beinahe jede Scheu vor dem Menschen und sind, im Gegensatz zu vielen anderen einheimischen Wildtieren, leicht zu beobachten. Wegen ihrer geselligen Lebensweise, ihres possierlichen Treibens und Aussehens entsprechen sie beinahe perfekt dem Klischee des „Kuscheltieres" und erwecken bei den meisten Menschen Zuneigung und Interesse. Um so mehr erstaunt, daß die „Mankei", „Murmele" oder „Munggen", wie sie im deutschsprachigen Alpenraum liebevoll genannt werden, lange Zeit so gut wie unerforscht waren. Erst in den 1950er und 1960er Jahren gelang es Hans PSENNER, dem Begründer des Innsbrucker Alpenzoos, die Details der Fortpflanzungsbiologie dieser Art im Zoo zu klären. Über freilebende Alpenmurmeltiere gab es bis zu Beginn der 1980er Jahre so gut wie keine tiefergehenden wissenschaftlichen Untersuchungen. Bis dahin findet man in der Literatur praktisch nur Beschreibungen des Lebensraumes und mehr oder weniger anekdotische Berichte zur Lebensweise.

Den ersten Versuch einer systematischen Untersuchung im natürlichen Lebensraum an individuell markierten Tieren unternahm ZELENKA. Durch seinen frühen, tragischen Unfalltod blieb seine Untersuchung aber auf einen zu kurzen Zeitraum beschränkt (ZELENKA 1965). NAEF-DAENZER (1984) erarbeitete in seiner Dissertation erstmals eine detaillierte Beschreibung des Verhaltensrepertoires von Murmeltieren und ihrer Raumnutzung. Diese ersten Ansätze zur Erforschung des Alpenmurmeltieres in freier Wildbahn erfuhren ihre Fortsetzung und Intensivierung mit der Langzeitstudie an einer Alpenmurmeltierpopulation im Nationalpark Berchtesgaden, die ich als Doktorand am Max-Planck-Institut für Verhaltensphysiologie im Jahr 1982 begann und in der über einen Zeitraum von insgesamt 14 Jahren zahlreiche Diplomanden, Doktoranden, technische Mitarbeiter und Fachkollegen mitwirkten (Beschreibung des Untersuchungsgebietes und der Feldmethoden im Kap. „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge"). Diese Studie erbrachte über die detaillierte Untersuchung vieler individueller Lebensläufe von Tieren und einen methodisch breiten Forschungsansatz eine Vielzahl spannender und unerwarteter Ergebnisse, die bis dahin gängige Vorstellungen über Alpenmurmeltiere zum Teil grundlegend revidierten. Populationsstudien mit individuell markierten, freilebenden Murmeltieren wurden vor einigen Jahren auch in Frankreich und Italien begonnen und lieferten Erkenntnisse über Murmeltierpopulationen aus anderen Höhenlagen und Gegenden mit unterschiedlichen geologischen und klimatischen Bedingungen.

Im Gegensatz zum freilebenden Tier begann die Erforschung des Alpenmurmeltieres im Labor schon viel früher. Es war vor allem die Fähigkeit der Murmeltiere zum ausgiebigen Winterschlaf, die Wissenschaftler faszinierte. Bereits im letzten Jahrhundert veröffentlichte DUBOIS (1896) eine umfassende Monographie über die Physiologie des Winterschlafes beim Murmeltier, die eine Fülle von Erkenntnissen enthält. Es folgten die Arbeiten von COUTURIER (1963), der 20 Murmeltiere über 10 Jahre hielt und untersuchte. Allerdings wurde das Alpenmurmeltier nie zum bevorzugten Modellorganismus der Winterschlafforschung, vermutlich wegen der geringen Fortpflanzungsrate und weil die notorischen Ausbruchskünstler schwer zu halten sind. Erst in jüngerer Zeit konzentrierte sich die Forschung wieder auf diese ausgiebigen Winterschläfer (siehe auch Kap. „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres"). Zunächst galt es wichtige Fragen zu klären, die im Zuge der Freilandstudien aufgetaucht waren (ARNOLD et al. 1991, ARNOLD 1988), später entwickelte sich daraus ein eigener Forschungsschwerpunkt in der Winterschlafphysiologie, der vor allem an der Universität Marburg (D) betrieben wird und bei dem grundlegende Fragen zur Regulation der Körpertemperatur, der Stoffwechselintensität und ihrer energetischen Konsequenzen beim Alpenmurmeltier im Mittelpunkt des wissenschaftlichen Interesses stehen (HELDMAIER et al. 1993, ORTMANN 1997, ORTMANN & HELDMAIER 1999).

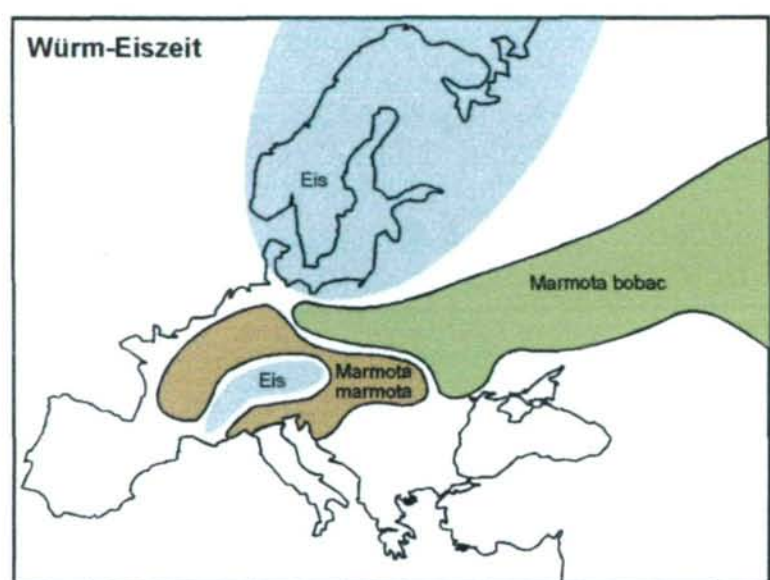
Die verschiedenen Freiland- und Laborstudien und insbesondere der Erkenntnisschub, den der Einsatz neuer Techniken, vor

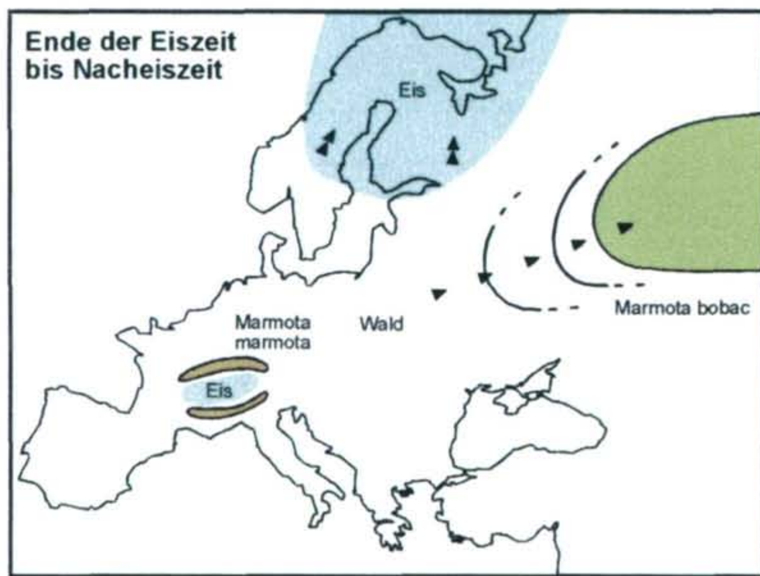
allem auf dem Gebiet der Molekulargenetik, der Stoffwechselphysiologie und Endokrinologie auslöste, ergeben heute ein ziemlich umfassendes Verständnis der Biologie des Alpenmurmeltieres. Der vorliegende Band zur Ausstellung „Murmeltiere" faßt den derzeitigen Stand des Wissens über diese Tierart zusammen und läßt uns das Bild eines ganz ungewöhnlichen Säugetieres erkennen, das sich mit einer Reihe erstaunlicher Eigenschaften an extreme, lebensfeindliche Umweltbedingungen angepaßt hat.

Lebensraum

Murmeltiere sind typische Vertreter kalter Steppen, dem während der Eiszeiten vorherrschenden Lebensraum auf der nördlichen Hemisphäre. Dies gilt auch für das Alpenmurmeltier (*Marmota marmota*), das im späten Pleistozän sein größtes Verbreitungsgebiet hatte. Zwischen den riesigen Eismassen, die damals Nordeuropa und die Alpen bedeckten, herrschten harte klimatische Bedingungen. An diesen unwirtlichen Lebensraum war das Alpenmurmeltier offensichtlich besser angepaßt als viele andere Tierarten. Es kam damals sowohl im Flachland, als auch in Bergregionen vor und breitete sich nach Westen beinahe bis zur heutigen Kanalküste aus (Abb. 1). Im Osten reichte das eiszeitliche Vorkommen des Alpenmurmeltieres bis an das damalige Verbreitungsgebiet des Steppenmurmeltieres (*Marmota bobac*) heran (ZIMINA & GERASIMOV 1973).

Mit dem Rückzug der Gletscher und der Verwaldung Mitteleuropas ging dem Alpenmurmeltier der bevorzugte Lebensraum größtenteils verloren. Heute finden wir die Art nur noch in Gegenden mit nach wie vor eiszeitlichem Charakter – auf alpinen Matten im Hochgebirge. Offensichtlich folgte das Alpenmurmeltier dem nach dem Ende der Eiszeit schrumpfenden, geeigneten Habitat und wurde so in den verbleibenden Rückzugsgebieten in Teilpopulationen unterschiedlicher Größe isoliert (siehe auch Kap. „Genetische Differenzierung der Populationen des Alpenmurmeltieres"). Autochthon ist das Alpenmurmeltier vor allem in den Zentral- und Westalpen, aber auch in der Hohen Tatra. Die Population in der Hohen Tatra ist vermutlich





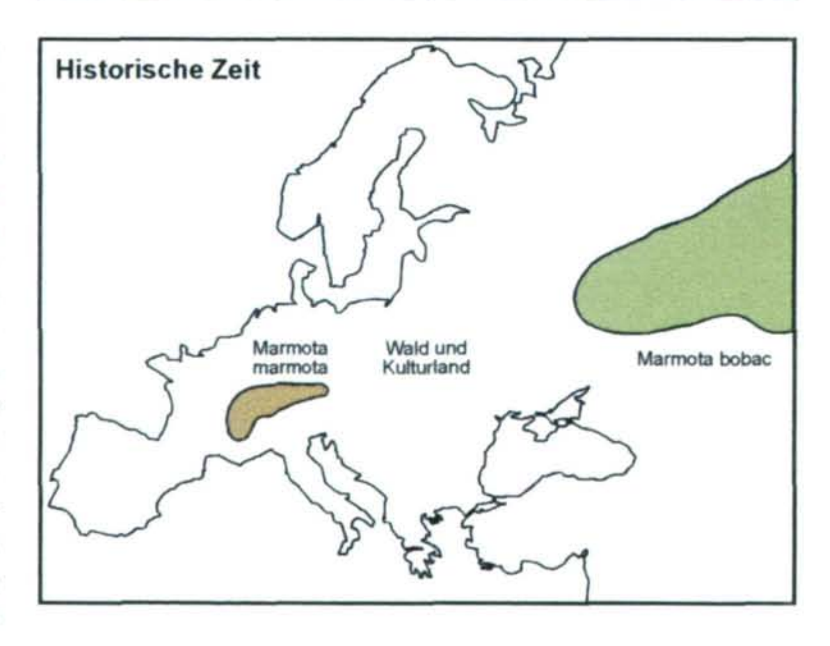


Abb. 1: Nacheiszeitliche Veränderung des Lebensraumes des Alpenmurmeltieres und vermutliche Veränderung der Verbreitung der beiden europäischen Murmeltierarten (nach FORTER 1975).

schon seit etwa 25000 Jahren vom eigentlichen Alpenmurmeltier (*Marmota marmota marmota*, LINNÉ 1758) getrennt und wird als eigene Unterart (*Marmota marmota latirostris*) betrachtet. Alpenmurmeltiere gibt es heute auch vielerorts in den Ostalpen, in den Pyrenäen, ja sogar im Schwarzwald lebt eine kleine Kolonie. Diese Vorkommen des Alpenmurmeltieres gehen allesamt auf Ansiedlungen durch den Menschen zurück (siehe auch Kap. „Die rezente Verbreitung des Alpenmurmeltieres in Österreich und ihre historischen Hintergründe") (Abb. 2).

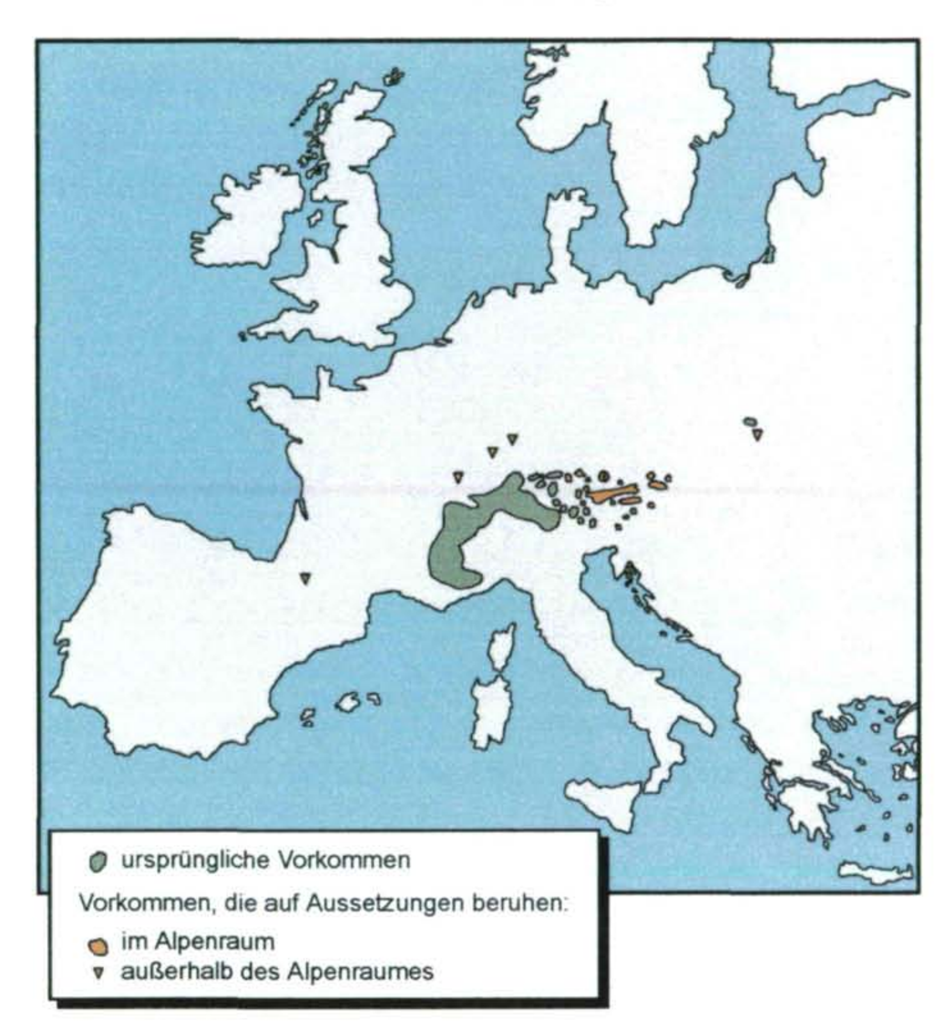


Abb. 2:
Heutiges Verbreitungsgebiet des Alpenmurmeltieres (nach MÜLLER 1996).

Vertikalverbreitung

Die meisten Vorkommen des Alpenmurmeltieres finden sich in einem Gürtel von etwa 200 Höhenmetern über der lokalen Waldgrenze (FORTER 1975). Obwohl der Mensch schon seit Jahrhunderten durch Rodungen und Landwirtschaft auch in tieferen Lagen offene Landschaften geschaffen hat, die augenscheinlich alle Voraussetzungen für das Gedeihen von Murmeltieren bieten, siedeln Alpenmurmeltiere nirgendwo dauerhaft unter 800 m Seehöhe. Mit extremen alpinen Bedingungen kommen sie dagegen offensichtlich zurecht, denn die höchsten Vorkommen finden sich direkt am Fuße der Gletscher, vereinzelt in Höhenlagen bis über 3000 m.

Ob mikroklimatische Präferenzen bzw. die thermoregulatorischen Fähigkeiten die Vertikalverbreitung des Alpenmurmeltieres erklären können, wurde im Rahmen der Berchtesgadener Studie untersucht. Die mikroklimatischen Verhältnisse, die auf ein Tier wirken, werden sehr gut mit der sogenannten „effektiven Umgebungstemperatur" (T_e) beschrieben. Diese Meßgröße integriert den Einfluß von Lufttemperatur, Sonneneinstrahlung, Wärmestrahlung und Wind auf den Tierkörper und berücksichtigt die Isolationseigenschaften des Felles. Damit bildet die T_e ziemlich genau die mikroklimatischen Bedingungen ab, denen ein Tier ausgesetzt ist. Zur Bestimmung von T_e verwendeten wir in unserer Studie ein in der Thermobiologie gängiges Verfahren. Mit Drahtgeflecht wurden Murmeltierkörper nachgebildet und in der Mitte dieser Tiermodelle ein Temperaturmeßfühler plaziert, der an einen Minicomputer angeschlossen war. Die Modelle wurden im natürlichen Lebensraum aufgestellt und mit ihnen die für Murmeltiere relevante T_e über viele Tage ununterbrochen gemessen und aufgezeichnet. Die gleichzeitige Beobachtung der Tiere vor Ort zeigte, in welcher Weise ihr Verhalten von der T_e beeinflußt wird.

Unsere Untersuchungen ergaben, daß Alpenmurmeltiere an heißen Sommertagen (durchschnittliche $T_e \geq 25°$ C) weniger aktiv sind und sich vor allem über die Mittagsstunden in ihre kühlen Baue zurückziehen (Abb. 3), die selbst im Hochsommer nicht wärmer als etwa 13°C werden. An kühleren Tagen war dagegen die Aktivität der Murmeltiere außerhalb von Bauen insgesamt höher und ziemlich gleichmäßig über den ganzen Tag verteilt (TÜRK & ARNOLD 1988). Die geringere Wärmebelastung an diesen Tagen kam dabei weniger über eine niedrigere Lufttemperatur zustande, als über die Abschirmung der inten-

siven Sonneneinstrahlung bei bedecktem Himmel. Dies zeigt der geringere Unterschied zwischen Lufttemperatur und T_e an kühlen Tagen (Abb. 3).

Murmeltiere kommen offensichtlich mit hoher Wärmebelastung nicht gut zurecht. Ihre physiologischen Fähigkeiten zur Wärmeabgabe sind schlecht entwickelt, sie hecheln nicht und haben kaum Schweißdrüsen (PATTIE 1967). Die Körperkerntemperatur, deren Verlauf wir mittels Telemetrie untersuchten (zur Methode siehe Kapitel „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres"), steigt z.B. während der Nahrungsaufnahme in der Sonne rasch an und kann beinahe 40° C erreichen. In Laboruntersuchungen an amerikanischen Gelbbauchmurmeltieren stellte man fest, daß die Tiere schon ab einer Umgebungstemperatur von 20° C in Hitzestreß geraten (MELCHER et al. 1990). Unsere Erfahrungen aus den Freilanduntersuchungen bestätigen diese Hitzeempfindlichkeit. Will man Murmeltiere an heißen Sommertagen fangen, dann ist äußerste Sorgfalt angebracht. In einer sonnenexponierten Kastenfalle können sich die Tiere innerhalb einer halben Stunde lebensbedrohlich überhitzen.

Diese Befunde stehen im Widerspruch zu der weitverbreiteten Meinung, Murmeltiere wären wärmeliebende „Sonnenanbeter". In der Tat legt ihr auffälliges Sonnenbaden auf Felsen oder vor Baueingängen diesen voreiligen Schluß nahe (Abb. 4). Eigentlich zeigt aber schon die typische Körperhaltung - ausgestreckt und in engem, großflächigen Kontakt mit dem kühlen Untergrund - daß die Tiere nicht nach Wärme suchen. Im Gegenteil, in der Regel sinkt die Körperkerntemperatur während solcher Sonnenbäder (TÜRK & ARNOLD, 1988). Der Grund für intensives Sonnenbaden ist vermutlich die Parasitenabwehr; intensive UV-Strahlung und Erwärmung des Felles vertreibt wahrscheinlich lästige Blutsauger aus dem Pelz (siehe Kap. „Parasiten des Alpenmurmeltieres").

Die Messung des Tagesverlaufes der T_e während der Sommermonate in Tallagen zeigte, daß Murmeltiere dort sehr wahrscheinlich aus thermoregulatorischen Gründen nicht mehr vorkommen. Über weitaus längere Zeiträume als im Untersuchungsgebiet auf 1200 m Seehöhe lag die T_e auf einer Seehöhe von etwa 300 m über dem Schwellenwert, der zum Rückzug in den Bau führt. In den Tallagen werden die durch die sommerliche Hitze erzwungenen „Mittagspausen" offensichtlich zu lang und den strikt tagaktiven Murmeltieren verbleibt nicht mehr genug Zeit für die Nahrungsaufnahme und Fettspeicherung für die nächste Überwinterung. Trotz ansonsten geeigneter Lebensraumeigenschaften können sie deshalb tiefe Täler nicht dauerhaft besiedeln.

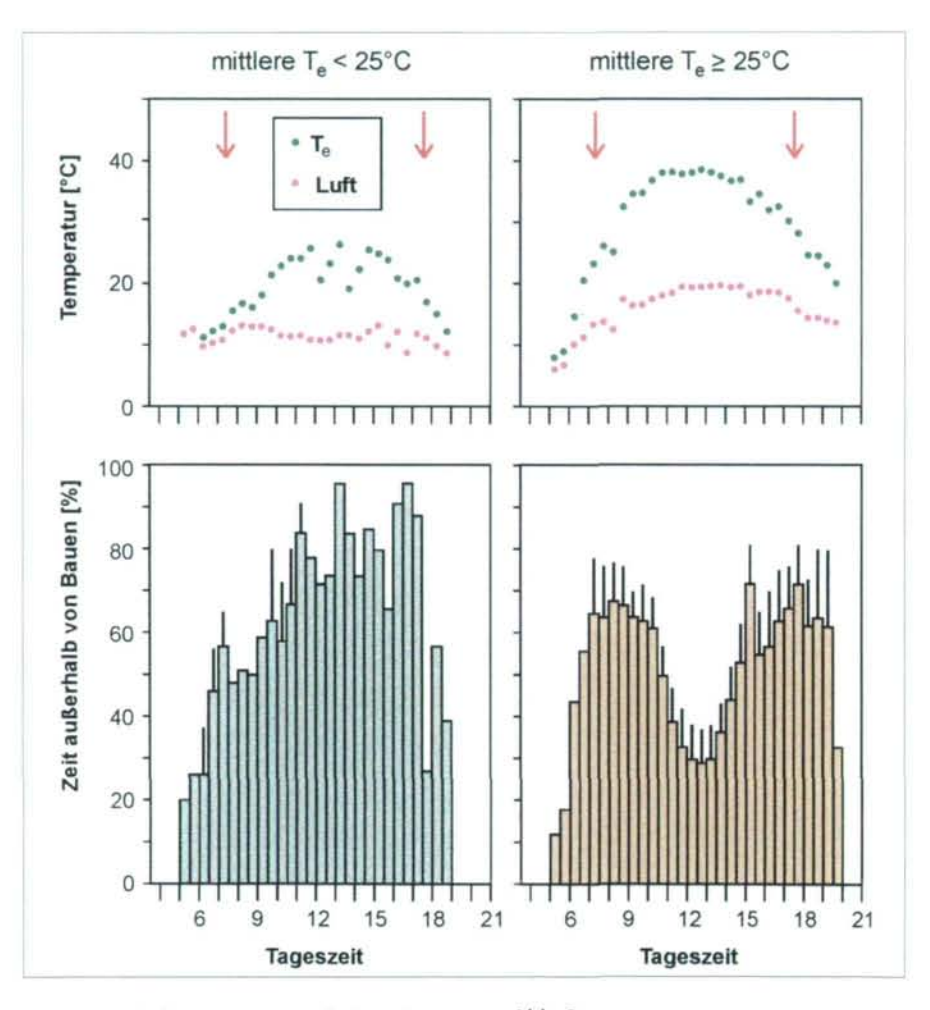


Abb. 3:
Tagesverlauf der Aktivität an kühlen (T_e < 25 °C) und heißen Sommertagen (T_e ≥ 25° C). Aufgetragen ist der mittlere Zeitanteil in %, den die beobachteten Tiere je 30-Minuten-Intervall außerhalb ihrer Baue verbrachten. Die senkrechten Linien auf den Balken geben den Standardfehler der Mittelwertsschätzung wieder, der für jene 30-Minuten-Intervalle berechnet wurde, für die Beobachtungen von wenigstens vier Tieren vorlagen.
Die Verteilungen der Aktivität unterscheiden sich signifikant (p=0,002). Sonnenaufgang und –untergang sind im oberen Abbildungsteil durch Pfeile gekennzeichnet (nach TÜRK & ARNOLD 1988).

Äußeres Erscheinungsbild

Alpenmurmeltiere sind mit einer Kopf-Rumpf-Länge von ca. 40-50 cm nach Bibern die zweitgrößten einheimischen Nagetiere. Im Frühjahr nach dem Winterschlaf, wenn ihr Körpergewicht am niedrigsten ist, wiegen erwachsene Männchen etwa 3 kg, Weibchen etwas weniger (Abb. 6). Ihr äußeres Erscheinungsbild ist geprägt von Anpassungen an die

intensive Grabtätigkeit, das Leben in Bauen und an die unwirtlichen Bedingungen in ihrem typischen Lebensraum. Die Ohren sind klein und behaart, der Schwanz relativ kurz (10-15 cm) und vor allem bei jüngeren Tieren buschig behaart. Der Körper ist gedrungen und besonders im Schultergürtel sehr muskulös und kräftig. Die Vorderbeine stehen relativ weit auseinander und sind geringfügig

Abb. 4:
Dieses sich sonnende Murmeltier sucht nicht die Wärme, sein Verhalten dient vermutlich der Parasitenabwehr und der Abkühlung des Körpers auf dem kühlen Fels.





Abb. 5:
Spur eines langsam galoppierenden Murmeltieres im Schnee.

kürzer als die Hinterbeine. Alpenmurmeltiere sind Sohlengänger mit vier Zehen an den Vorderfüßen und fünf an den Hinterfüßen. Die Fußsohlen sind unbehaart und mit gut entwickelten Ballen versehen.

Alpenmurmeltiere sind flinke und wendige Tiere, die blitzschnell in eine Baueinfahrt verschwinden können. Über längere Strecken sind sie jedoch, verglichen mit echten Fluchttieren wie Feldhasen, langsame Läufer. Lediglich bergab können sie hohe Geschwindigkeiten erreichen, wobei in der wilden Flucht, besonders in unwegsamen Gelände wie Geröllfeldern, dem Schwanz als Stabilisator des Körpers eine wichtige Rolle zukommt. Bei der Nahrungsaufnahme bewegen sich die Tiere im Schritt, größere Entfernungen wie etwa von Bau zu Bau legen sie dagegen in einem langsamen Galopp zurück (Abb. 5).

Alpenmurmeltiere haben ein dichtes Fell mit kräftigen Grannenhaaren über der Unterwolle aus kürzeren, gewellten Haaren. Die Farbe des Felles kann je nach Gegend sehr variieren, von schiefergrau bis hin zu hellbraun oder gar rötlich; nur die Schwanzspitze ist stets dunkel. Gelegentlich treten auch melanistische Individuen auf („Schwärzlinge") (TRATZ 1964). Das Fell wird nur einmal jährlich gewechselt, bei der überwiegenden Zahl der Tiere etwa im Juni. Bei Muttertieren, die während dieser Zeit noch säugen, erfolgt der Fellwechsel etwa vier Wochen später und kann bei besonders geschwächten Tieren sogar unvollständig bleiben. Dieses Phänomen ist vor allem bei älteren Tieren zu beobachten. Mit zunehmendem Alter wird das Fell immer struppiger und ältere Tiere haben nach dem Winterschlaf oft nackte Stellen am Schwanz oder Rücken. Die Jungtiere haben ein flauschiges und deutlich dunkleres Säuglingsfell; sie wechseln im August in das für ältere Tiere typische Haarkleid.

Der in den Körpermaßen äußerst geringe (Abb. 6), in der Fellfärbung sogar fehlende Sexualdimorphismus macht es unmöglich, die Geschlechter aus der Entfernung zu unterscheiden. Ein sicheres Unterscheidungsmerkmal ist dagegen der Abstand zwischen Genital- und Analöffnung, der bei Männchen immer deutlich größer ist als bei weiblichen Tieren (ZELENKA 1965). Bei Jungtieren kann jedoch auch dieses Kriterium in die Irre führen, da dieser Unterschied zwischen den Geschlechtern bei ihnen noch nicht sehr deutlich ausgeprägt ist.

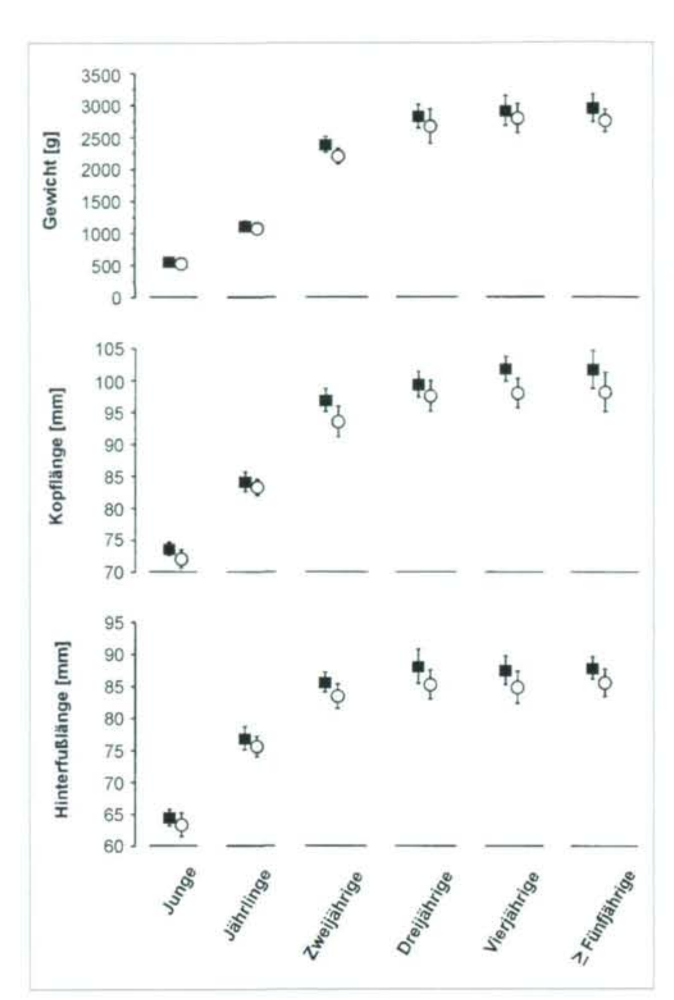
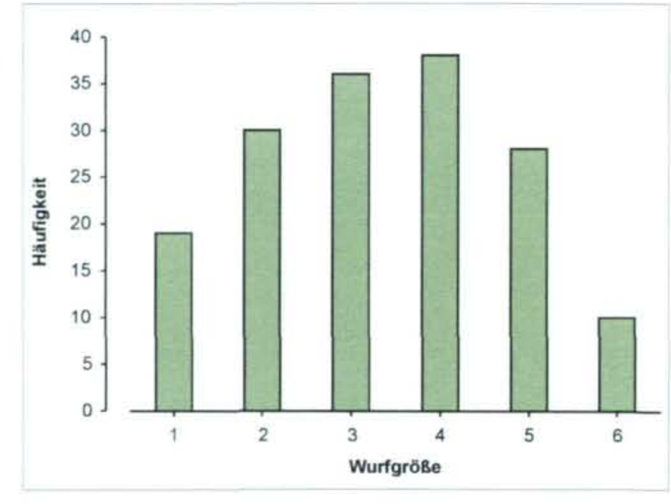


Abb. 6:
Geschlechts- und Altersunterschiede bei Körpergrößenmaßen von Alpenmurmeltieren aus der Untersuchungspopulation im Nationalpark Berchtesgaden. Dargestellt sind Mittelwerte und 95% Vertrauensbereiche der Mittelwerte, männliche Tiere schwarze Quadrate, weibliche Tiere offene Kreise. Die Messungen stammen von Tieren, die innerhalb von 10 Tagen nach dem ersten Erscheinen aus dem Winter- bzw. Wurfbau gefangen wurden.

Wachstum und Entwicklung

Die Entwicklung der Jungtiere wurde vor allem durch Gefangenschaftsbeobachtungen untersucht. Nach einer 33 bis 34 Tage langen Tragzeit werden die Jungen mit einem Gewicht von etwa 30 g geboren. Wie alle Lagerjungen sind Alpenmurmeltiere bei der Geburt nackt und blind. Ab dem 23. Lebenstag öffnen sich die Augen, die Nagezähne brechen, zuerst unten, ab dem 26. Lebenstag durch. Die Jungen wachsen in der ersten Lebensphase sehr rasch. Bereits mit 3 Wochen haben sie ihr Geburtsgewicht verdreifacht. Um den 40. Lebenstag verlassen die Jungtiere erstmals den Wurfbau. Ab diesem Zeitpunkt stellt die für Murmeltiere typische Pflanzenkost die wichtigste Nahrungsquelle dar und mit dem erstmaligen Erscheinen aus dem Wurfbau (ARNOLD & PSENNER 1987) können die Jungen deshalb als entwöhnt gelten, auch wenn sie während der ersten Tage danach noch gelegentlich gesäugt werden. Im Innsbrucker Alpenzoo stellte Hans PSENNER bei einem Wurf von 7 Jungen ein Entwöhnungsgewicht von ca. 240 g fest, das die Tiere mit der Aufnahme fester Nahrung innerhalb weiterer 16 Tage auf etwa 500 g verdoppelten. In Berchtesgaden fanden wir bei insgesamt 258 Jungtieren, die innerhalb von 10 Tagen nach dem Erscheinen aus dem Wurfbau gefangen wurden, ein durchschnittliches Gewicht von ca. 500 g. Allerdings gab es große individuelle Unterschiede, das leichteste Jungtier wog 280, das schwerste 1350 g. Die relativ hohen Gewichte zum ungefähren Entwöhnungszeitpunkt gingen zum Teil sicher darauf zurück, daß diese Tiere vor dem Erstfang schon einige Tage Grünfutter aufgenommen hatten und rasch gewachsen waren. Höhere Entwöhnungsgewichte sind aber auch eine Folge der geringeren Wurfgröße bei freilebenden Tieren. Je weniger Junge eine Mutter zu versorgen hat, umso mehr Milch erhält jedes einzelne und umso rascher kann es wachsen.

Die im natürlichen Lebensraum festgestellte, häufigste Wurfgröße ist vier, die maximale sechs (Abb. 7). Die relativ häufige Geburt von Einzelkindern ist vermutlich ebenso wie eine ganz ausbleibende Fortpflanzung eine Folge zu geringer Fettreserven, die einem Weibchen nach dem Ende des Winterschlafes noch verblieben waren (vgl. Kapitel „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren").



Das Geschlechterverhältnis ist zum Entwöhnungszeit-

punkt deutlich zugunsten der Männchen verschoben.

Insgesamt 58 Prozent der in diesem Alter gefangenen Jungtiere waren Männchen. Allerdings bestehen zwischen einzelnen Jahren Unterschiede. In manchen Jahren erscheinen etwa gleich viel Männchen und Weibchen aus den Wurfbauen, während in anderen ein erheblicher Männchenüberhang zu verzeichnen ist (Abb. 8). Bei älteren Tieren verstärkt sich die Überzahl von Männchen in der Population sogar noch, weil Männchen später aus der Geburtsfamilie abwandern als Weibchen (siehe Kapitel „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge"). Ob eine Verschiebung des Geschlechterverhältnisses bereits bei der Geburt besteht, oder ob sie durch höhere Sterblichkeit eines Geschlechtes zustande kommt, ist genauso unbekannt wie die tatsächliche Wurfgröße. Im natürlichen Lebensraum bekommt man junge Murmeltiere eben frühestens zur Entwöhnung zu Gesicht. Eine höhere Sterblichkeit weiblicher Tiere vor der Entwöhnung erscheint allerdings unwahrscheinlich, da bei Säugetieren typischerweise umgekehrte Verhältnisse vorliegen (RALLS et al. 1979).

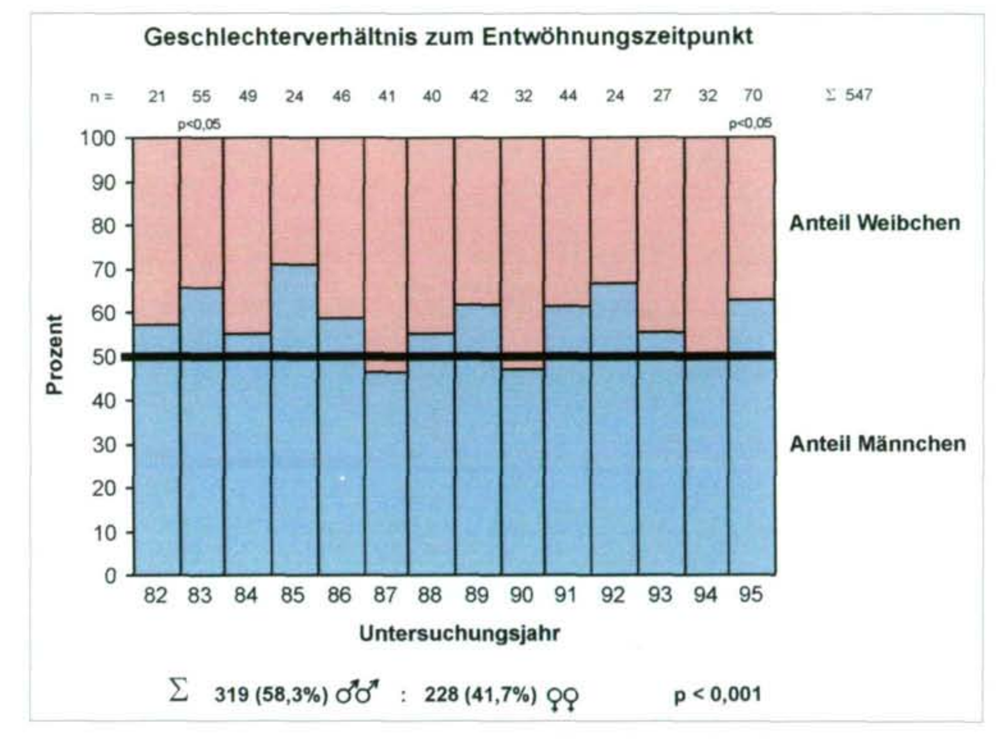


Abb. 8:
Geschlechterverhältnisse bei jungen Alpenmurmeltieren zum Entwöhnungszeitpunkt Anfang Juli (n = Anzahl gefangener Jungtiere; signifikante Abweichungen von einem 1:1 Geschlechterverhältnis sind mit den entsprechenden Irrtumswahrscheinlichkeiten gekennzeichnet).

Alpenmurmeltiere erreichen bis zur Entwöhnung Anfang Juli ca. 20 Prozent (Juvenile), bis nach der ersten Überwinterung (Jährlinge) 40 Prozent, bis nach der zweiten Überwinterung (Zweijährige) 80 Prozent des Gewichtes erwachsener Tiere. Erst im Laufe ihres dritten Lebensjahres werden sie ganz erwachsen. Manche Männchen scheinen selbst im vierten Lebensjahr noch geringfügig zu wachsen, denn sie sind bezüglich der Kopflänge nach der dritten Überwinterung (Dreijährige) noch etwas kleiner als ältere Tiere (Abb. 6). Innerhalb jeder Altersklasse gibt es jedoch eine relative breite Variabilität. Es kommt durchaus vor, daß Tiere schon nach der zweiten Überwinterung in Gewicht und Größe äußerlich von vierjährigen oder älteren Tieren nicht mehr zu unterscheiden sind.

Von einer Population in den französischen Alpen wird berichtet, daß dort Männchen schon zum Zeitpunkt der Geburt und bei der Entwöhnung schwerer waren als Weibchen (GRAZIANI & ALLAINÉ 1997, ALLAINÉ et al. 1998). In der Berchtesgadener Population ist dies nicht der Fall. Zum Entwöhnungszeitpunkt konnte trotz hoher Stichprobengröße kein Geschlechtsunterschied im Körpergewicht festgestellt werden. Der geringe Körpergrößenunterschied zwischen erwachsenen Männchen und Weibchen entsteht durch unterschiedliches Wachstum nach der Entwöhnung (Abb. 6).

Nach dem Abschluß des strukturellen

Wachstum zeigen Alpenmurmeltiere weiter erhebliche saisonale Veränderungen des Körpergewichtes, die eine Anpassung an den Winterschlaf darstellen. Die jährliche Zunahme des Körpergewichtes erfolgt in einem für biologische Prozesse typischen, sigmoidalen Verlauf und wird am besten von einer sogenannten „Gompertz"-Wachstumskurve beschrieben (Abb. 9) (ARNOLD 1986). Die Tiere halten ihr Körpergewicht nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf bis zur Schneeschmelze etwa auf gleichem, niedrigem Niveau. Obwohl in dieser Zeit keine Nahrung verfügbar ist und die Tiere weiter von den noch nach dem Winterschlaf verbliebenen Fettreserven zehren (in Berchtesgaden auf 1100-1500 m Seehöhe im Mittel 16 Tage, mit einer Streubreite von 0-53 Tage (ARNOLD 1990)), konnte keine weitere Gewichtsabnahme festgestellt werden. Offensichtlich wird der Gewichtsverlust durch den anhaltenden Fettverbrauch mit Wasseraufnahme ausgeglichen.

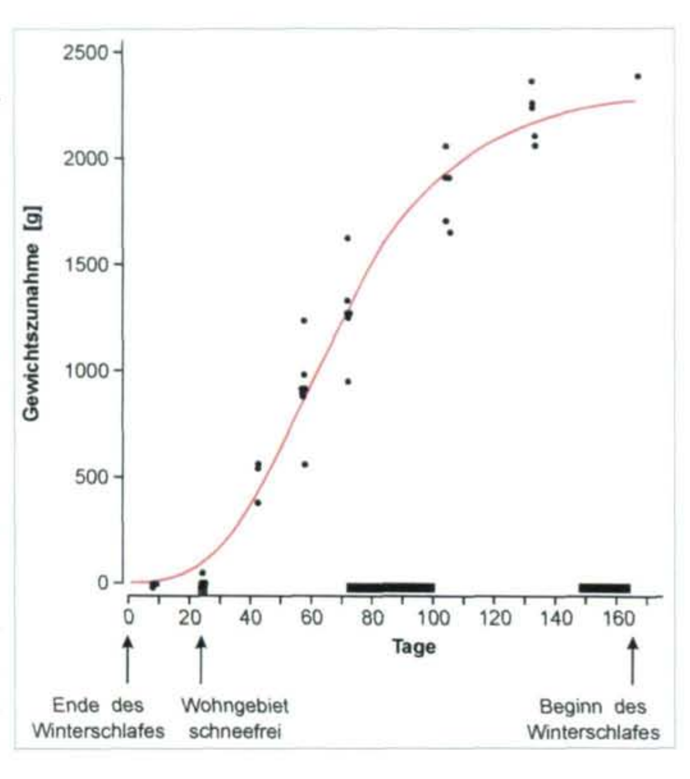


Abb. 9: Verlauf der Gewichtszunahme von Frühjahr bis Herbst in einer Familiengruppe. Beginn und Ende des Winterschlafes bei dieser Gruppe sowie das Ende der Schneeschmelze in ihrem Wohngebiet sind durch Pfeile gekennzeichnet. Die schwarzen Balken geben wieder, in welchen Zeiträumen das Gebiet durch Rinder beweidet wurde (nach ARNOLD 1986).

Nach dem Ende der Schneeschmelze steht den Murmeltieren ihre bevorzugte Nahrung – frische Triebe und Blüten von Gräsern und Kräutern (siehe auch Kap. „Nahrungsökologie des Alpenmurmeltieres" und „Habitatwahl des Alpenmurmeltieres") – im Überfluß zur Verfügung. Sie nehmen nun rapide an Gewicht zu. Im Laufe des Sommers flacht die Gewichtszunahme ab und die Körpergewichte der Tiere erreichen ihr jährliches Maximum etwa im September. Interessanterweise stellt die Bestoßung der Almen mit Weiderindern offensichtlich keine ernsthafte Nahrungskonkurrenz für die Murmeltiere dar, obwohl das Almvieh die verfügbare Pflanzenmasse enorm reduziert. Die Anwesenheit der Rinder (die Untersuchungsfläche befand sich auf einer sogenannten Niederlegeralm, die nur im Früh- und Spätsommer bestoßen werden) führte nicht zu einem signifikanten Einbruch in der Wachstumsrate. Für Jungtiere ist die Zeit, die ihnen nach der Entwöhnung für Wachstum und Fettwerden noch übrig bleibt, um Wochen kürzer als für ältere Tiere. Sie erreichen deshalb bis zum Beginn des Winterschlafes im Herbst auch nur etwa 60 Prozent der Körperfettreserven, über die erwachsene Tiere verfügen (ARNOLD 1993). Dies ist auch der Grund, warum Alpenmurmeltiere den Winterschlaf in der Regel lange vor dem Ende der Schneeschmelze beenden. Sie müssen sich so früh wie möglich im Jahr paaren, denn je früher die Jungen geboren werden, desto besser sind ihre Chancen, den ersten Winter zu überleben – jeder zusätzliche Tag, der für Nahrungsaufnahme und Fettwerden zur Verfügung steht, ist entscheidend (ARNOLD & LICHTENSTEIN 1993).

Älteren Tieren fällt es zunehmend schwerer, die Winterschlafgewichtsverluste im Sommer wieder auszugleichen. Das in der Berchtesgadener Studie festgestellte höchste Lebensalter lag bei 12 Jahren und diese Greise verendeten fast alle während des Winterschlafes, zu dessen Beginn sie viel magerer waren als jüngere, erwachsene Tiere.

Raubfeinde und Feindabwehr

Die bedeutendsten Raubfeinde des Alpen-

murmeltieres sind der Steinadler und der Fuchs. Andere Beutegreifer, wie Baummarder oder Kolkrabe können nur Jungtieren wirklich gefährlich werden. Erwachsene Alpenmurmeltiere sind so wehrhaft, daß sie es gelegentlich sogar mit einem Fuchs aufnehmen. Ich hatte einmal die Gelegenheit zu beobachten, wie eine Murmeltiermutter beherzt einen Fuchs angriff, um ihre Jungen zu verteidigen. Tatsächlich gelang es ihr auch, Meister Reinecke in die Flucht zu schlagen. Beutegreifer können es sich nicht leisten, bei der Jagd verletzt zu werden, denn dies könnte den sicheren Hungertod bedeuten. Vermutlich jagen Füchse Murmeltiere deshalb in erster Linie aus dem Hinterhalt – nur im Überraschungsangriff haben sie eine Chance, ein ausgewachsenes Murmeltiere zu erbeuten ohne sich selbst zu gefährden. Eine leichtere Beute sind dagegen die Jungtiere, und manche Füchse spezialisieren sich geradezu auf die Jagd nach jungen Murmeln. Sie sind dann, obwohl eigentlich nachtaktiv, oft schon am frühen Nachmittag auf der Pirsch zu beobachten. Besonders in den ersten Tagen nach dem Erscheinen aus dem Wurfbau sind die noch unerfahrenen und unvorsichtigen jungen Murmeltiere eine leichte Beute.

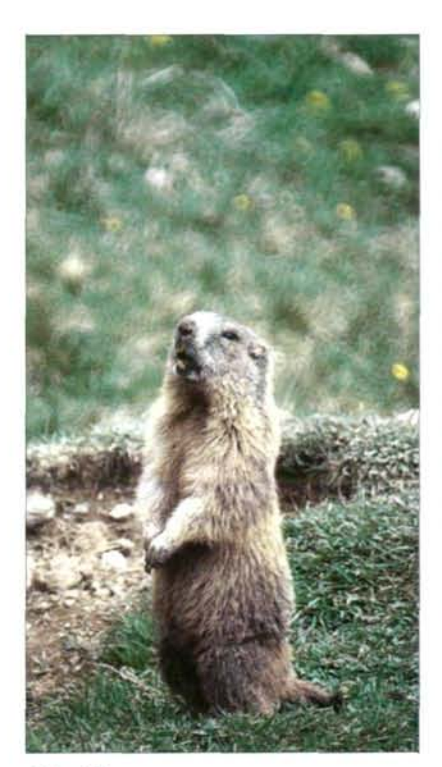


Abb. 10:
Warnrufendes Murmeltier in der typischen, aufrechten Körperhaltung.

Ein wirklich gefährlicher Gegner, gegen den auch erwachsene Murmeltiere chancenlos sind, ist dagegen der Steinadler. HALLER (1982) stellte in seiner Studie an Schweizer Steinadlern fest, daß bei erfolgreich brütenden Paaren Murmeltiere während der Nestlingszeit 70-80 Prozent der erlegten Beutetiere ausmachen. Andere Studien kamen zu ähnlichen Zahlen und bestätigen, daß in den Bergen Murmeltiere im Sommer wirklich die wesentliche Nahrung für Steinadler darstellen (MÜLLER 1996). Bedenkt man allerdings die riesigen Aktionsräume von gut 20 km^2 bis beinahe 90 km^2, die ein Adlerpaar für sich beansprucht und gegen Artgenossen verteidigt (HALLER 1982), dann wird klar daß Steinadler eine gesunde Murmeltierpopulation nicht bedrohlich dezimieren können. In guten Murmeltiergebieten gibt es auf einen km^2 40-80 Murmeltiere (SOLARI & CAPRIASCA 1988). Schätzungen der Gesamtzahl an Murmeltieren, die ein Adlerpaar für eine erfolgreiche Jungenaufzucht braucht, belaufen sich auf etwa 70 Stück (MÜLLER 1996).

Für ansässige Murmeltiere ist der Raubfeinddruck als Sterblichkeitsfaktor im Vergleich zum Winter jedenfalls deutlich geringer. In der Berchtesgadener Untersuchungspopulation fielen pro Jahr nur 6 Prozent der Tiere Raubfeinden zum Opfer, aber durchschnittlich 9 Prozent pro Jahr starben während der Überwinterung. Besonders hoch ist mit 14 Prozent die Sommersterblichkeit durch Raubfeinde bei den Jungtieren. Doch auch in dieser Altersklasse ist die Mortalität während des Winters mit durchschnittlich 24 Prozent jährlich wesentlich höher (ARNOLD 1990). Anders ist die Situation für Murmeltiere auf der Wanderschaft. Sie bewegen sich in gefährlichem, unübersichtlichem Terrain wie Zwergstrauchheiden, Latschenfeldern und bewaldeten Arealen, fernab von wohlvertrauten, schützenden Bauen und Unterschlupfen. Dementsprechend ist bei wandernden Murmeltieren der Anteil der von Raubfeinden erbeuteten Tiere ungleich höher (siehe Kap. „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge").

Ein Grund dafür, warum die Bedeutung von Raubfeinden als Regulatoren von Murmeltierpopulationen generell überschätzt wird, mag in dem beeindruckenden Warnsystem der Murmeltiere liegen, das ohne Zweifel der Raubfeindabwehr dient. Murmeltiere sind äußerst wachsam und warnen sich gegenseitig vor drohenden Gefahren mit lauten Rufen, die wie gellende Pfiffe klingen und deshalb auch so bezeichnet werden (Abb. 10).

Bei den Warnrufen sind zwei Typen zu unterscheiden: ein einzelner, langgezogener Pfiff mit langsam abfallender Tonhöhe und in Serien ausgestoßene, kurze Pfiffe mit rascher abfallender Tonhöhe (Abb. 11).

Lange Zeit war man der Meinung, die Murmeltiere würden sich mit dem Einzelpfiff „Gefahr aus der Luft" und mit dem zweiten Typ „Gefahr am Boden" signalisieren (z.B. LENTI BOERO 1991). Detaillierte Experimente, bei denen Murmeltieren im natürlichen Lebensraum beide Ruftypen vom Tonband vorgespielt und ihre Reaktionen darauf untersucht wurden zeigten, daß dies nicht zutrifft (BLUMSTEIN & ARNOLD 1995). Einzelrufe bedeuten „höchste Gefahr", während weniger

bedrohliche Situationen mit Rufserien angezeigt werden. Entscheidend dafür, ob ein einzelner Pfiff ausgestoßen wird oder eine Pfiffserie, ist die Distanz des Rufers zur Gefahrenquelle. Ein Adler im typischen Angriffsflug – mit hoher Geschwindigkeit knapp über den Boden streichend – wird meistens erst spät entdeckt und dann mit Recht als „höchste Gefahr" angesehen. Das Auftauchen eines Adlers wird daher auch meistens mit einem Einzelpfiff angezeigt. Ein frühzeitig entdeckter Fuchs, sich nähernde Wanderer, oder freilaufende Hunde stellen dagegen eine geringere Gefahr dar und werden in der Regel auch mit Pfiffserien angezeigt.

Murmeltiere fliehen bei Gefahr oder Beunruhigung üblicherweise nur bis zum Eingang des nächsten Baues, um von sicherer Stelle aus, mit aufgeregtem Geschrei zu beobachten, was der Raubfeind vorhat. Ein durch die Murmelkolonie streunender Fuchs löst ein geradezu ohrenbetäubendes „Pfeifkonzert" aus und vielleicht bezweckt der Lärm auch, dem Räuber klar zu machen, daß an eine erfolgreiche Jagd nicht mehr zu denken ist. Spezielle „Wächter", die in der populären Literatur oft erwähnt werden, gibt es bei den Murmeltieren allerdings nicht. Das erste Tier, das eine Gefahr entdeckt, wird seine Artgenossen warnen. Die Fabel von den „Wächtern" entstand vermutlich, weil Murmeltiere sich gerne auf Felsen setzen um von dort Ausschau zu halten. Ihren scharfen Augen, die über die ganze Netzhaut eine Auflösung haben, die unserem Punkt schärfsten Sehens entspricht (BIBIKOV 1996), entgeht so gut wie keine Bewegung.

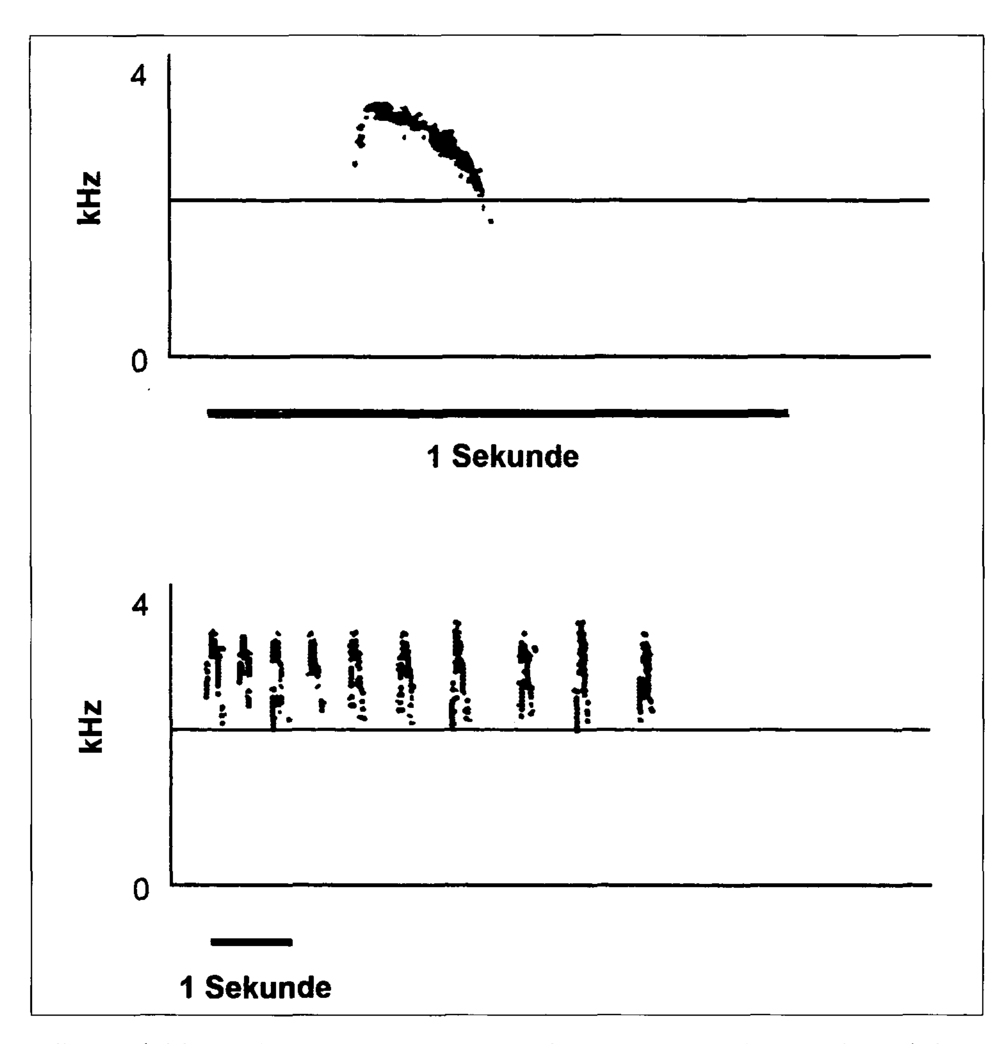
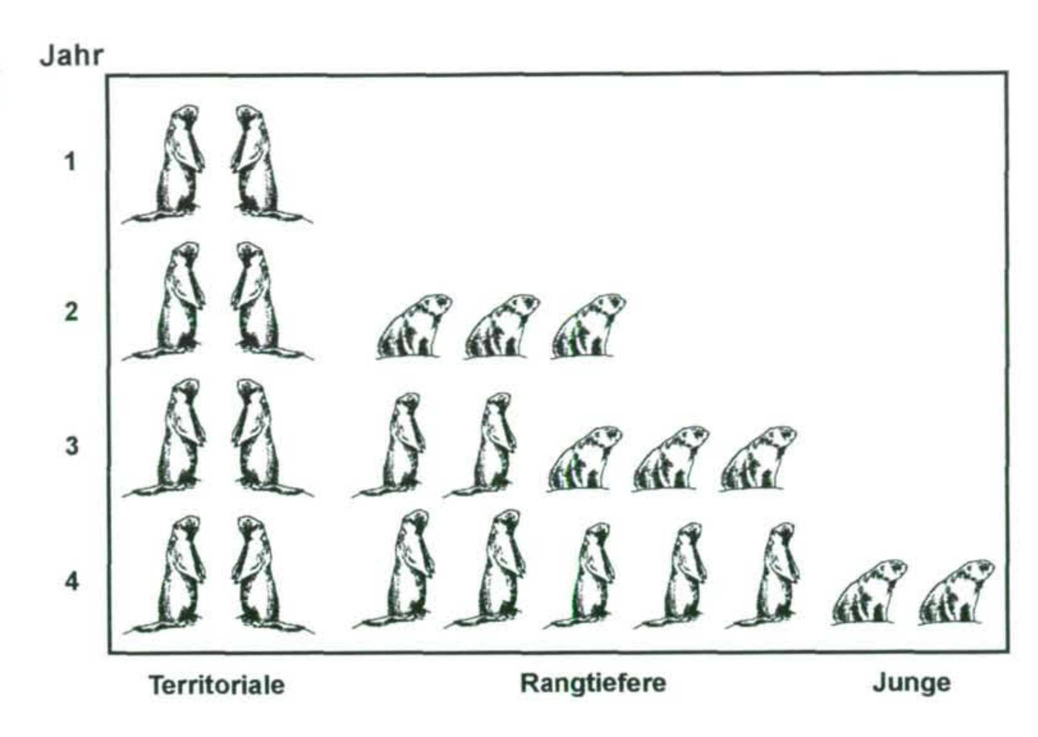


Abb. 11:
Sonargramm eines Einzelpfiffes (oben) und einer Pfiffserie (unten) (nach BLUMSTEIN & ARNOLD 1995).

Soziale Organisation

Alpenmurmeltiere sind hochsoziale Lebewesen. Sie leben in Gruppen in einem von allen Gruppenmitgliedern gemeinsam genutzten Wohngebiet. Die grundlegende soziale Einheit ist dabei ein erwachsenes Paar, das

Abb. 12:
Entstehung großer Familiengruppen durch verzögerte Abwanderung der Jungtiere.



alleine oder zusammen mit Nachkommen verschiedener Jahrgänge lebt. Durch die späte Abwanderung aus der Geburtsfamilie, die frühestens nach der zweiten Überwinterung nach Erreichen der Geschlechtsreife erfolgt (siehe Kap. „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge"), entstehen große Familiengruppen von bis zu 20 Individuen (Abb. 12).

Die Wohngebiete der einzelnen Familiengruppen sind durchschnittlich 2,5 ha groß. Sie sind in den Kernbereichen klar voneinander abgegrenzt und weisen lediglich in den meist weiter von den Hauptbauen entfernten und mehr talwärts gelegenen Freßgebieten größere Überlappungsbereiche mit den Territorien benachbarter Gruppen auf (Abb. 13). Sowohl unter den Männchen einer Gruppe, als auch unter der Weibchen gibt es eine Rangordnung mit jeweils einem dominanten Tier an der Spitze. Das Wohngebiet einer Gruppe wird vom ranghöchsten Männchen gegen fremde Männchen verteidigt. Fremde Weibchen werden vom ranghöchsten Weibchen ferngehalten. Es handelt sich also um echte Territorien. Allerdings wird nur erwachsenen gruppenfremden Tieren der Zutritt konsequent verwehrt. Jungtiere mißachten oft die Territoriumsgrenzen und werden in benachbarten Gruppen geduldet, falls es dort auch diesjährigen Nachwuchs gibt.

Abb. 13:
Luftbild der Königsbach- und Büchsenalm im Nationalpark Berchtesgaden (D) mit den Territorien der dort ansässigen Murmeltierfamilien (Freigabe des Fotos durch Regierung von Oberbayern G7/88995). Die Familienterritorien sind durchschnittlich etwa 2,5 ha groß. Die Überlappungsbereiche benachbarter Territorien sind schraffiert gekennzeichnet, die Lage der Winterbaue mit Punkten.



Die Abgrenzung der Territorien erfolgt sowohl durch geruchliche, als auch durch optische Signale. Aus den Wangendrüsen, deren Ausgänge in einem etwa 1 cm^2 großen Feld unterhalb der Augen liegen, streifen die Tiere ein intensiv riechendes Sekret ab, bevorzugt an Bauausgängen, Steinen und anderen auffälligen Strukturen. Sowohl die geruchliche Markierung des Territoriums, als auch die optische erfolgt überwiegend durch das dominante Männchen, bzw. Weibchen. Vor allem die territorialen Männchen patrouillieren regelmäßig die Grenzen ihrer jeweili-

gen Wohngebiete und signalisieren ihren exklusiven Anspruch durch auffälliges Auf- und Abschlagen des Schwanzes.

Die sozialen Kontakte zwischen Gruppenmitgliedern sind überwiegend freundlich. Bei Begegnungen begrüßen sich die Tiere mit Nasenstupsen und Beschnuppern. Viel Zeit widmen die Tiere der intensiven gegenseitigen Fellpflege und ausgelassenen, spielerischen Balgereien. Besonders die jüngeren Tiere geben sich, aufrecht auf den Hinterbeinen stehend, mit Eifer den typischen Box- und Schiebespielen hin. Mit allen Tricks und Finten wird versucht, den Gegner zu Fall zu bringen und oft kugeln die ineinander verkeilten Spielpartner ein ganzes Stück den steilen Hang hinunter. Mit den spielerischen Kämpfen trainieren die Jungen den Ernstfall, der spätestens dann auf sie zukommt, wenn sie sich fortpflanzen wollen. Die Fortpflanzung ist unter den Weibchen nämlich ausschließlich dem ranghöchsten Tier einer Gruppe vorbehalten und auch unter den Männchen überwiegend Sache des Ranghöchsten (siehe Kap. „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren"). Trotz langen Verbleibs in der Geburtsgruppe in untergeordnetem Rang wird der Nachwuchs eines Tages daher danach trachten, eine Führungsposition zu übernehmen. Nur selten gelingt dies in der Geburtsgruppe oder einem benachbarten Revier. Meistens müssen die Tiere dazu ihre Geburtsgruppe verlassen und sich auf die gefährliche Wanderschaft begeben. Dies gilt für Weibchen ebenso wie für Männchen, eine für Säugetiere ganz untypische Situation, denn bei den meisten Arten wandern nur die Männchen ab.

Wandernde Murmeltiere streifen auf der Suche nach einem eigenen Territorium weit umher (siehe Kap. „Verzögerte Abwanderung und gemeinschaftliche Jungenfürsorge). Treffen sie auf einen verwaisten Bau, dann verweilen sie dort oft wochenlang und warten offensichtlich darauf, daß sich ein ebenfalls auf der Wanderschaft befindlicher Geschlechtspartner einfindet, mit dem sich eine Familie gründen läßt. Nur selten dringen Wanderer in besetzte Reviere ein, und wenn, dann flüchten sie in der Regel sofort, wenn sie vom Revierinhaber entdeckt werden. Scheinbar können sie ihre Chancen schon aus der Entfernung ganz gut abschätzen und weichen aussichtslosen Kämpfen aus. Möglicherweise gibt auch die Häufigkeit und Intensität der Duftmarken, mit der Revierbesitzer die Grenzen ihres Reiches abstecken, Auskunft über ihre Kampfstärke. Es ist jedenfalls auffallend, daß wandernde Murmeltiere diese Marken sehr sorgfältig beschnuppern und inspizieren.



Abb. 14:
Dieses Murmeltier verendete an einer Bißverletzung, die es sich im Kampf um ein Territorium zugezogen hatte.

Zieht sich ein Eindringling nicht zurück, oder fordert ein rangtiefes Gruppenmitglied das α-Tier ernsthaft heraus, dann eskaliert die Situation meistens schnell. Die Auseinandersetzungen um den Besitz von Territorien werden mit äußerster Vehemenz und ohne Rücksicht auf den Gegner geführt. Mit ihren messerscharfen Nagezähnen können sich Murmeltiere dabei erhebliche Verletzungen zufügen und immer wieder kommt es in der Folge zu Todesfällen (Abb. 14). Der hohe Einsatz bei den Kämpfen ist verständlich, denn es geht buchstäblich um Leben oder Tod. Wanderer haben geringe Überlebensaussichten und ebenso vertriebene, einstige Territorienbesitzer.

Die Mehrzahl der Kämpfe sind innerhalb weniger Minuten entschieden. Bei etwa gleich starken Gegnern kann sich die Rauferei aber mit viel Geschrei und grimmigen Drohgebärden über Tage hinziehen und gelegentlich sogar mit einem Waffenstillstand enden. Die vorher erbitterten Gegner sitzen dann plötzlich friedlich nebeneinander vor einer Bauein-

fahrt und es ist nichts mehr von der Aufregung der vergangenen Tage zu erahnen. Lange halten aber solche seltsamen Allianzen nicht und sie sind nur zwischen Männchen möglich. Spätestens im nächsten Frühjahr wird der Streit wieder aufflammen und einer der Kontrahenten muß dann endgültig das Terrain räumen.

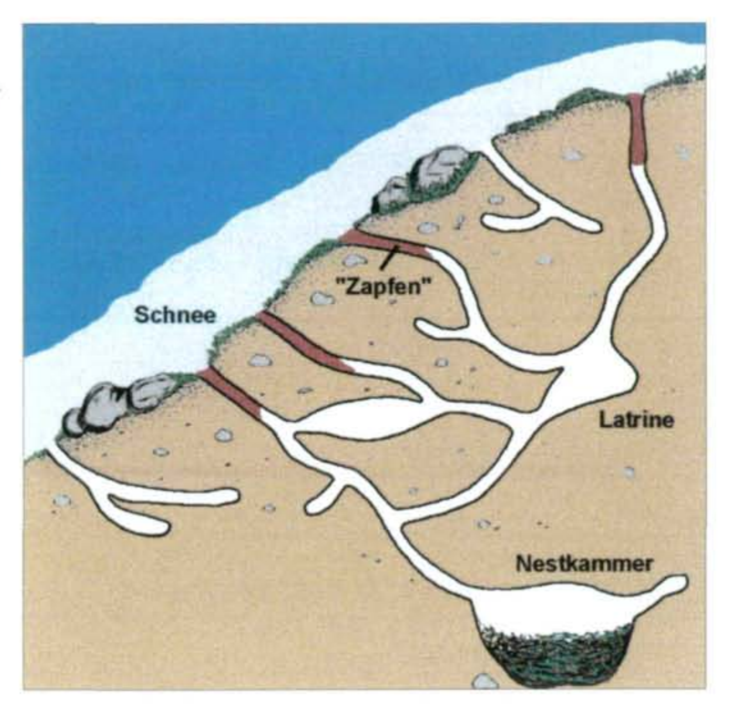


Abb. 15: Schematische Darstellung eines Winterbaues mit „Zapfen", daneben Fluchtröhren (nach ARNDT 1997).

Übernimmt ein neues Tier ein Territorium, dann ist der Rest der Gruppe auf den ersten Blick dadurch nicht betroffen. Solange die rangtiefen Tiere ihre Unterlegenheit akzeptieren und sich dem Ranghohen unterwerfen, werden sie weiterhin in der Gruppe geduldet. Neben der Vermischung von Würfen aus benachbarten Gruppen (s.o.) und den gelegentlichen Seitensprüngen der Weibchen (siehe Kap. „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren ") entstehen vor allem durch Wechsel der dominanten Tiere Gruppen mit komplizierteren Verwandtschaftsstrukturen. Insgesamt leben in etwa 30 Prozent der Murmeltiergruppen rangtiefe, erwachsene Tiere, die nicht Nachkommen des territorialen Paares sind. Für die subtilen Folgen eines Wechsel in der Führungsposition sind diese Verwandtschaftsverhältnisse von entscheidender Bedeutung: Bei den Männchen werden die genetisch nicht verwandten Nachkommen des vorherigen Revierbesitzers in ihrer Reproduktionsfähigkeit unterdrückt und bei den territorialen Weibchen führt die Präsenz eines neuen territorialen Männchens zum Verlust der diesjährigen Jungen, meistens noch im Uterus, falls diese noch vom Vorgänger gezeugt wurden (siehe Kap. „Reproduktion und Paarungssystem bei Alpenmurmeltieren"). Umgekehrt unterscheiden die rangtiefen Gruppenmitglieder sehr genau je nach Verwandtschaftsgrad, ob sie sich bei der Aufzucht der Jungen als Helfer beteiligen (siehe Kap. „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres").

Baue

Alpenmurmeltiere gehören zu den Erdhörnchen, einer Gruppe recht urtümlicher Nagetiere, die den weitaus größten Teil ihres Lebens unterirdisch in selbstgegrabenen Bauen verbringen. Die Möglichkeit zur Anlage solcher Baue ist eine wichtige Voraussetzung für die Eignung eines Gebietes als Murmeltierlebensraum. Alpenmurmeltiere kommen deshalb vorzugsweise in Gegenden vor, in denen sie relativ leicht und tief graben können. Hangschutt oder Moränen sind solche Böden, in denen große Blöcke und Steine die Stabilität der Baue unterstützen und das Füllmaterial relativ leicht entfernt werden kann. Ein weiteres wichtiges Merkmal ist der Schutz vor Wassereinbrüchen und Überflutungen. In Gebieten mit oberflächennahen, wasserführenden Schichten findet man in der Regel keine Murmeltiere.

Außer auf der gefährlichen Wanderschaft entfernen sich Alpenmurmeltiere nie weiter als 10-15 m von der nächsten Baueinfahrt, in die sie bei Gefahr blitzschnell verschwinden können. Das Wohngebiet einer Gruppe ist übersät mit Zugängen zu Bauen und Fluchtröhren und die Grenzen des von einer Gruppe beanspruchten Wohngebietes lassen sich dort, wo es keine unmittelbaren Nachbarn gibt, ganz leicht am Vorhandensein von Baueinfahrten bestimmen. Der Ausbau der vorhandenen Baue und die Neuanlage von Fluchtröhren beschäftigten die Tiere das ganze Jahr über und praktisch alle Alters- und Geschlechtsklassen sind daran beteiligt. Beim Graben wird das mit den Vorderbeinen oder den Zähnen gelockerte Material nach hinten

gescharrt und mit kräftigen Bewegungen der Hinterbeine nach draußen geschleudert. Oft sieht man von der Grabtätigkeit nicht mehr als eine Fontäne von Steinen und Erde, die aus einer Bauzufahrt spritzt. Große Baue verfügen über zahlreiche, meist nach Süden ausgerichtete Eingänge (PIGOZZI 1984) und stellen ein weit verzweigtes System von Tunneln und Kammern dar. Sie sind das Werk von Generationen und das ausgehobene Material türmt sich vor den Baueingängen oft zu mächtigen Hügeln von bis zu mehreren Kubikmetern Volumen. Diese Auswurfhügel sind ein beliebter Aufenhaltsort zum Sonnenbaden und Ausschau halten für die ganze Familiengruppe.

Grundsätzlich lassen sich drei Bautypen unterscheiden (Abb. 15): Fluchtröhren, die oft nur etwa einen Meter lang sind und in der Regel nur über 1-2 Zugänge verfügen; Sommerbaue, deren Nestkammern meistens nur in 1-1,5 m Tiefe liegen und Winterbaue, bei denen die Hauptnestkammer deutlich tiefer, an Hängen sogar bis zu 7 m tief liegen kann.

Winterbaue sind die am intensivsten genutzten Baue und stellen auch im Sommer ein Aktivitätszentrum im Wohngebiet einer Gruppe dar, Fluchtröhren werden dagegen in der Regel nur bei Gefahr aufgesucht und lange mag ein Murmeltier darin nicht verweilen. Aus Fluchtröhren können mit der Zeit Sommerbaue entstehen, die wiederum durch den weiteren Ausbau irgendwann auch als Winterrefugien geeignet sind.

Vor Beginn des Winterschlafes werden alle Zugänge zum Winterbau von innen mit Erde, Steinen, Nistmaterial und Kot verstopft. Diese „Zapfen" reichen manchmal bis an die Oberfläche (Abb. 15, 16) und können den Zugang auf mehreren Metern Länge verschließen. Murmeltiere schützen sich mit dieser Maßnahme gegen Freßfeinde, denn solange die winterschlafenden, praktisch bewegungsunfähigen Tiere nicht durch eine Schneedecke geschützt sind, wären sie eine leichte Beute - nicht nur für Fuchs und Marder, sondern auch für Kleinnager. Wühlmäuse würden eine so nahrhafte und wehrlose Kost sicher nicht verschmähen. Von winterschlafenden Igeln ist z.B. bekannt, daß sie - ungeschützt in einem Laubhaufen schlafend - häufig zum Opfer von Kleinsäugern werden, die sie annagen (HOECK 1987).

Die Kammern eines Baues werden entweder als Nestkammer oder als Latrinen genutzt (Abb. 15). Murmeltiere sind sehr reinlich und beschmutzen ihr Nest niemals mit Exkrementen. Das Absetzen von Urin und Kot erfolgt auch im Sommer meistens nicht oberirdisch, sondern in den eigens dafür angelegten Latrinen. In die Nestkammern tragen Murmeltiere abgestorbene und trockene Pflanzenteile,



Abb. 16: Von innen verschlossener Eingang zu einem Murmeltierbau im Herbst mit sichtbarem „Zapfen".

bevorzugt Gras, als Polsterungsmaterial ein. Die in der populären Literatur immer wieder auftauchenden Berichte, daß Murmeltiere regelrecht Heu machen würden, sind allerdings in das Reich der Fabel zu verweisen. LATTMANN (1973) schätzte aufgrund seiner intensiven Beobachtungen, daß pro Jahr in einen Winterbau etwa 10 kg Heu eingetragen werden, in einen Sommerbau etwa 2 kg. Die wichtigste Funktion des eingetragenen Materials ist sicher seine isolierende Wirkung, denn während der Wintermonate kühlen selbst die tiefen Winterbaue bis beinahe auf den Gefrierpunkt aus (Abb. 17).

Als Nahrung wird das eingetragene Heu nicht genutzt. Höchstens im Frühjahr, nach dem Erwachen aus dem Winterschlaf, scheinen die Murmeltiere gelegentlich Nestmaterial zu fressen. Energetisch ist dies sicher unbedeutend, die Aufnahme des Nestmaterials könnte aber dazu dienen, die Gärvorgänge im

Blinddarm wieder in Gang zu setzen und die symbiontischen Mikroorganismen zu vermehren. Wie alle Pflanzenfresser sind Murmeltiere auf die Hilfe von Einzellern beim Aufschließen der schwer verdaulichen Pflanzennahrung angewiesen. Diese Vergärung findet überwiegend im mächtig entwickelten Blinddarm statt, der im Frühjahr nach sechs- bis siebenmonatiger Hungerkur allerdings auf einen

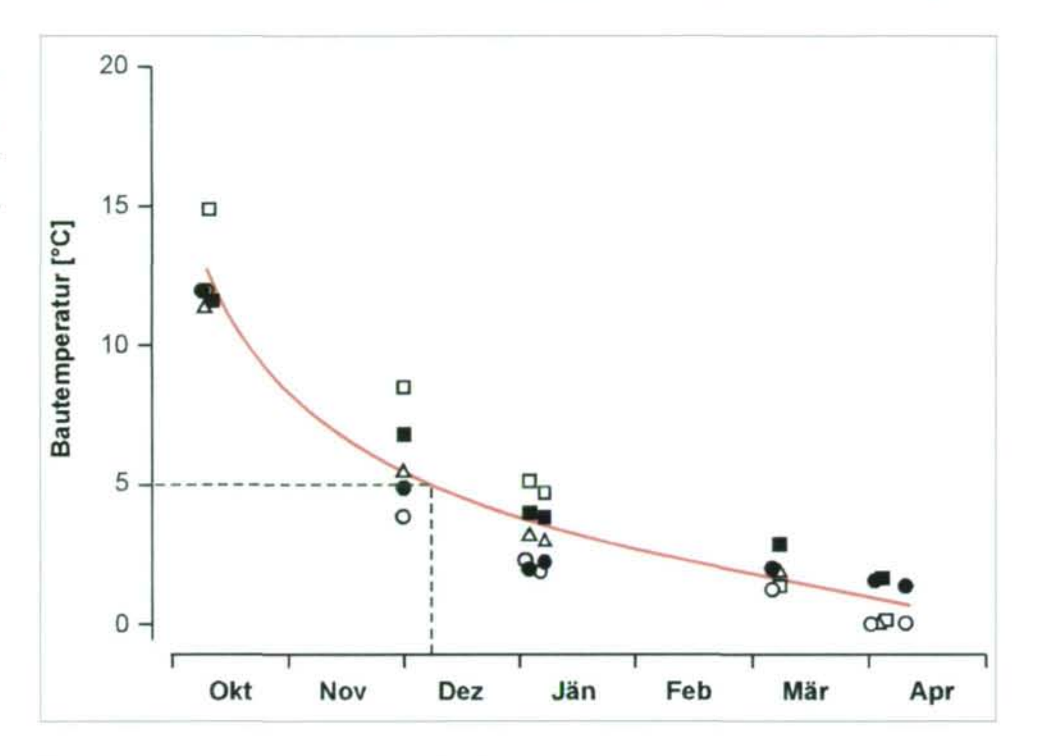


Abb. 17:
Verlauf der Umgebungstemperatur in fünf bewohnten Winterbauen während des Winters (nach ARNOLD et al, 1991). Ab einer Umgebungstemperatur von ca. 5° C, d.h. bereits ab Anfang Dezember müssen die winterschlafenden Murmeltiere wieder verstärkt Wärme produzieren, um nicht zu Erfrieren (siehe Kap. „Winterschlaf").

Bruchteil der ursprünglichen Größe geschrumpft ist und damit auch die Zahl der dort befindlichen, lebenswichtigen Symbionten.

Jagdliche Bedeutung

„Die Einwohner so unten an den Alpen wohnen/ nehmen in Sommerszeit der Löcher wahr/ durch welche sie auß- und einschliffen/ und stecken lange Stangen darbey/ damit dieselbige über dem Schnee mögen ersehen werden. Alsdann umb die Weyhnachten/ so gehen sie auff dem tieffen Schnee/ mit breiten hölzernen Ringen/ tragen mit sich Schauffeln/ Hauen und Pickel/ graben den Schnee hinweg/ und hauen den Löchern nach/ finden und ergreiffen sie also schlaffend/ und tragen sie ohne Mühe hinweg/ wo sie hin wollen" (GESNER 1669, S. 270). Diese erstmals 1551 in lateinischer Sprache erschienene Beschreibung des Züricher Gelehrten Conrad GESNER von einer bis in jüngste Zeit praktizierten Jagdtechnik zeigt, daß die jagdliche Nutzung von Murmeltieren eine jahrhundertealte Tradition hat.

In heutiger Zeit ist die Jagd auf des Murmeltier vor allem in Österreich und der Schweiz von großer Bedeutung, wo jährlich insgesamt etwa 12000-16000 Stück erlegt werden (Abb. 18). In den anderen Alpenländern ist die Jagd auf Murmeltiere weniger intensiv oder gar eingestellt, wie in Deutschland. Viele heutige Murmelvorkommen sind auf die Ansiedlungsbemühungen von Jägern zurückzuführen, die dieses attraktive Wild unbedingt in ihrem Revier haben wollten (siehe Kap. „Die rezente Verbreitung des Alpenmurmeltieres in Österreich und ihre historischen Hintergründe").

Die Murmeltierjagd erfolgt aus den verschiedensten Gründen. Vor allem in Graubünden und Vorarlberg ist das Murmeltier eine willkommene Abwechslung auf dem Speisezettel. Andernorts ist man dagegen nur an der Trophäe interessiert — beim Murmeltier die mächtigen, beim erwachsenen Tier kräftig orangeroten Nagezähne. Auch der Ärger eines Almbauern, der das Mähwerk seines Traktors an einem Murmelbau ruiniert hat, oder dessen Almhütte unterminiert und

in einen Bau umfunktioniert wurde, hat schon manchem Murmel das Leben gekostet. Murmeltiere verändern mit ihrer Grabtätigkeit die Landschaft beträchtlich und ihre Baue und Auswurfhügel behindern ohne Zweifel die ohnedies beschwerliche Mahd und Heugewinnung auf hochgelegenen, steilen Almwiesen. Nicht zuletzt ist das Fett des Murmeltieres ein begehrtes Produkt, das ausgelassen als „Murmelöl" in vielen Apotheken des Alpenraumes angeboten wird. Der Volksglaube schreibt der äußerlichen Anwendung des Fettes starke Heilungskräfte bei Gelenk- und Muskelverletzungen und rheumatischen Beschwerden zu. Letzteres kommt wohl von der Vorstellung, daß ein Tier, das sechs bis sieben Monate in einem kalten und nassen Bau verbringt, wohl über Körpersubstanzen verfügen müsse, die es vor rheumatischen Erkrankungen schützen. Lange Zeit wurde die vermeintliche Heilwirkung des Murmeltierfettes als Aberglaube abgetan. Heute wissen wir allerdings, daß das Murmelfett je kg mindestens 30 mg Corticosteroide enthält (WAGNER & NUSSER 1988), Substanzen, deren entzündungshemmende und schmerzstillende Wirkung in der Medizin wohlbekannt ist.

In Gebieten mit starken Murmeltierbeständen, wie etwa in den Hochlagen der Zentralalpen, ist gegen eine maßvolle Bejagung des Murmeltieres sicher nichts einzuwenden. Wie bei allen Wildarten muß die Jagd jedoch nachhaltig und mit Rücksicht auf die Besonderheiten der Biologie der Art ausgeübt werden. Hier wurde in der Vergangenheit viel gesündigt. In manchen Gebieten in der Schweiz verschwanden die Murmeltiere als Folge des zu hohen Jagddruckes und vor allem nach dem zweiten Weltkrieg entstand eine kritische Situation. Dazu beigetragen hat auch der Umstand, daß neben der Jagd mit der Schußwaffe die Wilderei nicht unbedeutend war, bei der dem Murmeltier mit allen erdenklichen Methoden, u.a. mit dem Ausgraben winterschlafender Tiere, nachgestellt wurde (MÜLLER 1996). Zum Glück hat sich die Situation mittlerweile deutlich verbessert, vor allem wohl wegen deutlich geringeren Nachfrage nach Murmeltierfleisch und -öl. Neben einem zu hohen Jagddruck führt die falsch ausgeübte Jagd zu unnötigen Problemen. Die traditionelle Jagdpraxis berücksichtigt leider nicht die Bedeutung der sozialen Lebensweise des Murmeltieres, insbesondere die der gemeinschaftlichen Überwinterung. Entgegen der landläufigen Ansicht kann der Abschuß eines „starken Bären" (das männliche Murmeltier in der Jägersprache) das Überleben der ganzen Gruppe gefährden. Murmelväter sind äußerst fürsorglich und als „Wärmelieferanten" besonders in kleinen Gruppe für das

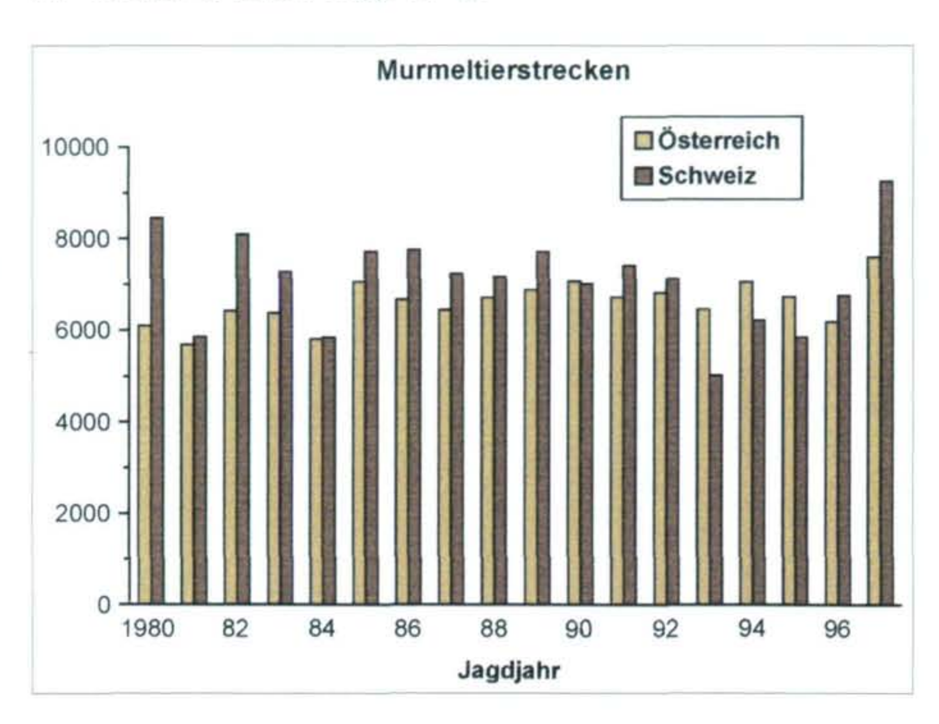


Abb. 18:
Streckenstatistik der Murmeltierjagd in Österreich und der Schweiz.

Überleben der „Affen" (die Jungen) während des Winters und guten Fortpflanzungserfolg der „Katze" (das weibliche Murmeltier) im Folgejahr unverzichtbar (siehe Kap. „Winterschlaf des Alpenmurmeltieres"). Kleine Familiengruppen sollten deshalb nicht bejagt werden; der Abschuß eines einzelnen Stückes aus einer Großgruppe ist dagegen in Gegenden mit guten Beständen unbedenklich und ohne weiterreichende Folgen. Die neueren Erkenntnisse der Murmeltierforschung haben in Österreich mittlerweile in die Jägerausbildung Eingang gefunden und tragen damit direkt zur Sicherung bejagbarer Bestände und zur Erhaltung dieser Tierart bei.

Zusammenfassung

Die in jüngerer Zeit intensiven Forschungen über das Alpenmurmeltier erbrachten eine Fülle von Erkenntnissen, die in diesem Band zur Ausstellung „Murmeltiere" zusammengefaßt sind. Alpenmurmeltiere sind typische Vertreter der eiszeitlichen Tierwelt und kommen heute natürlicherweise dort vor, wo es noch Rückzugsgebiete mit entsprechenden Umweltbedingungen gibt - in den Hochlagen der Alpen und der Hohen Tatra. Die besten Murmeltierbestände gibt es in einem Gürtel von etwa 200 Höhenmeter über der lokalen Waldgrenze. Tiefe Täler besiedeln Murmeltiere nicht, sehr wahrscheinlich, weil sie dort aufgrund zu hoher Temperaturen auch tagsüber die meiste Zeit im Bau verbringen müßten und während des Sommers deshalb nicht den enormen Fettzuwachs erzielen könnten, den sie zur Überwinterung brauchen.

Murmeltiere sind nach Bibern die zweitgrößten einheimischen Nagetiere. Männchen und Weibchen unterscheiden sich in ihrem äußeren Erscheinungsbild kaum und beide Geschlechter brauchen relativ lange, mindestens 3 Jahre, um erwachsen zu werden. Alpenmurmeltiere sind ausschließlich tagaktiv und ernähren sich überwiegend von Pflanzen. Sie leben sozial in Gruppen von bis zu 20 Individuen, die durch späte Abwanderung der Nachkommen entstehen. Diese verlassen frühestens nach Erreichen der Geschlechtsreife ihr Geburtsgebiet zur Suche nach einem eigenen Fortpflanzungsterritorium.

Die wichtigsten Raubfeinde des Alpenmurmeltieres sind Steinadler und Fuchs. Vor Raubfeinden oder sonstigen Gefahren warnen sich Murmeltiere mit schrillen, weithörbaren Rufen, die wie Pfiffe klingen. Dieses Warnsystem ist offensichtlich sehr effizient, denn Raubfeinde spielen als Sterblichkeitsfaktor keine wesentliche Rolle, ganz im Gegensatz zum Winter.

Murmeltiere verbringen die meiste Zeit ihres Lebens in selbstgegrabenen Erdbauten, in die sie sich zum Winterschlaf, während der Nacht, und vor Gefahren und ungünstigen Witterungsbedingungen zurückziehen. Das Tunnel- und Kammernsystem eines Baues ist das Werk von Generationen und kann beträchtliche Ausmaße annehmen.

Murmeltiere werden seit jeher bejagt, heute in nicht unerheblichem Ausmaß noch in Österreich und der Schweiz, wo die meisten Murmeltiere vorkommen. Erforderlich sind jagdliche Eingriffe in Murmeltierbestände nicht, sie sind aber auch nur dann bedenklich, wenn ohnehin kleine Bestände weiter dezimiert werden, wenn die Prinzipien einer nachhaltigen Nutzung verletzt werden, und wenn, meist aus Unwissenheit, die Besonderheiten der sozialen Lebensweise des Alpenmurmeltieres nicht berücksichtigt werden.

Literatur

ALLAINÉ D., GRAZIANI L. & J. COULON (1998): Postweaning mass gain in juvenile alpine marmots *Marmota marmota*. — Oecologia **113**: 370-376.

ARNDT I. (1997): Murmeltier. — Verlag Glocknerwirt, Heiligenblut.

ARNOLD W. (1986): Sozioökologie des Alpenmurmeltieres. — Dissertation Ludwig-Maximilians Universität München.

ARNOLD W. (1988): Social thermoregulation during hibernation in alpine marmots (*Marmota marmota*). — J. Comp. Physiol. B **158**: 151-156.

ARNOLD W. (1990): The evolution of marmot sociality: II. Costs and benefits of joint hibernation. — Behav. Ecol. Sociobiol. **27**: 239-246.

ARNOLD W. (1993): Energetics of social hibernation. — In: CAREY C., FLORANT G.L., WUNDER B.A. & B. HORWITZ (Hrsg.), Life in the Cold: Ecological, Physiological, and Molecular Mechanisms, Westview Press, Boulder, pp. 65-80.

ARNOLD W. & A.V. LICHTENSTEIN (1993): Ectoparasite loads decrease the fitness of alpine marmots (*Marmota marmota*) but are not a cost of sociality. — Behav Ecol **4**: 36-39.

ARNOLD W. & H. PSENNER (1987): Murmeltiere. — In: GRZIMEK B. (Hrsg.), Grzimek's Enzyklopädie, Kindler Verlag, München, pp. 33-53.

ARNOLD W., HELDMAIER G., ORTMANN S., POHL H., RUF T. & S. STEINLECHNER (1991): Ambient temperatures in hibernacula and their energetic consequences for alpine marmots (*Marmota marmota*). — J. thermal. Biol. **16**: 223-226.

BIBIKOV D.I. (1996): Die Murmeltiere der Welt. — 2. Auflage, Westarp Wissenschaften, Magdeburg.

BLUMSTEIN D.T. & W. ARNOLD (1995): Situational specificity in Alpine-marmot alarm communication. — Ethology **100**: 1-13.

COUTURIER M.A.J. (1963): Contribution à l'étude du sommeil hibernal chez la Marmotte des Alpes

(*Marmota marmota marmota* L., 1758). — Mammalia **27**: 455-482.

DUBOIS R. (1896): Physiologie comparée del la marmotte. —Masson, Paris.

FORTER D. (1975): Zur Ökologie und Verbreitungsgeschichte des Alpenmurmeltieres im Berner Oberland. — Dissertation Universität Bern.

GESNER C. (1669, 1995): Thierbuch. —Serlin, Frankfurt. Unveränderter Nachdruck der Ausgabe, Schlütersche Verlagsanstalt, Hannover.

GRAZIANI L. & D. ALLAINÉ (1997): Early ontogeny of alpine marmot: preliminary results on growth and behavioral development between birth and weaning. — In: RUMIANTSEV V., NIKOLSKII A.A. & O.V. BRANDLER (Hrsg.), Holarctic marmots as a factor of biodiversity, abstracts of the 3rd conference on marmots, ABF, Moscow, pp. 28-29.

HALLER H. (1982): Raumorganisation und Dynamik einer Population des Steinadlers *Aquila chrysaetos* in den Zentralalpen. — Der Ornithologische Beobachter **79**: 163-211.

HELDMAIER G., ORTMANN S. & G. KÖRTNER (1993) Energy requirements of hibernating alpine marmots. — In: CAREY C., FLORANT G.L., WUNDER B.A. & B. HORWITZ (Hrsg.), Life in the cold: ecological, physiological and molecular mechanisms, Westview Press, Boulder, pp. 175-183.

HOECK H.N. (1987): Hedgehog mortality during hibernation. — J. Zool. **213**: 755-757.

LATTMANN P. (1973): Beiträge zur Ökologie und zum Verhalten des Alpenmurmeltieres (*Marmota m. marmota*). — Ergebnisse der wissenschaftlichen Untersuchungen im Schweizerischen Nationalpark **11**: 273-347.

LENTI BOERO D. (1991): Alarm calling in Alpine marmot (*Marmota marmota* L.): evidence for semantic communication. — Ethol. Ecol. Evol. **4**: 125-138.

MELCHER J.C., ARMITAGE K.B. & W.P. PORTER (1990): Thermal influences on the activity and energetics of yellow- bellied marmots (*Marmota flaviventris*). — Physiol. Zool. **63**: 803-820.

MÜLLER J.P. (1996): Das Murmeltier. — 4. Auflage, Desertina Verlag, Chur.

NAEF-DAENZER B. (1984): Sozialverhalten und räumliche Organisation von Alpenmurmeltieren (*Marmota m. marmota*). — Dissertation Universität Bern.

ORTMANN S. (1997): Strategien der saisonalen Anpassung beim Alpenmurmeltier (*Marmota marmota* L.). — Dissertation Philipps-Universität Marburg.

ORTMANN S. & G. HELDMAIER (im Druck): Regulation of body temperature and energy requirements of hibernating Alpine marmots (*Marmota marmota*). — J. Appl. Physiol.

PATTIE D.L. (1967): Observations on an alpine population of yellow-bellied marmots (*Marmota flaviventris*). — Northwest Sci. **41**: 96-102.

PIGOZZI G. (1984): The den system of the alpine marmot (*Marmota marmota marmota*) in the national park of Stelvio, northern Italy. — Z. Säugetierkunde **49**: 13-21.

RALLS K., BROWNWELL R.L. & J. BALLOU (1979): Differential mortality by sex and age in mammals, with specific reference to the sperm whale. — Rep. Int. Whal. Comm. **2**: 223-243.

SOLARI C. & S. CAPRIASCA (1988): Versuch einer Kausalanalyse der Verbreitung und Dichte des Alpenmurmeltieres (*Marmota m. marmota*) im Kanton Tessin. — Schweiz. Z. Jagdwiss. **34**: 77-85.

TRATZ E.P. (1964): Schwarze Alpenmurmeltiere (*Marmota marmota*). — Säugetierk. Mitt. **12**: 93-94

TÜRK A. & W. ARNOLD (1988): Thermoregulation as a limit to habitat use in alpine marmots (*Marmota marmota*). — Oecologia **76**: 544-548.

WAGNER H. & D. NUSSER (1988): Nachweis von Corticosterioden im Fett von Dachs und Murmeltier. — Z. Naturforsch. Sect. C Biosci. **43b**: 631-633.

ZELENKA G. (1965): Observations sur l'écologie de la marmotte des Alpes. — Terre Vie **19**: 238-256.

ZIMINA R.P. & I.P. GERASIMOV (1973): The periglacial expansion of marmots (*Marmota*) in middle Europe during late Pleistocene. — J. Mammal. **54**: 327-340.

Anschrift des Verfassers:
Univ.Prof. Dr. Walter ARNOLD
Forschungsinstitut für Wildtierkunde und Ökologie
Veterinärmedizinische Universität Wien
Savoyenstraße 1
A-1160 Wien
Austria
e-mail: walter.arnold@vu-wien.ac.at